

Rückverlagerte Choanen und akzessorische Bulla tympanica bei rezenten *Vermilingua* und *Eurotamandua* aus dem Eozän von Messel (Mammalia: Xenarthra)

Von G. STORCH und J. HABERSETZER

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main, FRG

Eingang des Ms. 22. 4. 1991
Annahme des Ms. 11. 6. 1991

Abstract

Posteriorly displaced internal nares and supplementary auditory bulla in extant Vermilingua and Eurotamandua from the Eocene of Messel (Mammalia: Xenarthra)

X-ray examination of the type skeleton of *Eurotamandua joresi* from the middle Eocene of Grube Messel, Hessen, Germany, revealed two striking skull features: 1. Like in extant anteaters, the pterygoids are considerably expanded posteriorly, and they form horizontal palatal plates; the internal nares are thus displaced close to the foramen magnum (= autapomorphic character of the suborder Vermilingua). 2. Like in extant *Tamandua* and *Myrmecophaga*, there is a supplementary bulla tympanica in front of the tympanic cavity (= autapomorphic character of the family Myrmecophagidae). Both characters are obviously correlated with ant- and termite-eating: The elongate hard palate supports the convey of food items to the pharynx and forms a partition wall for the nasal cavity; the hypotympanic sinus most likely is an acoustic adaptation for percussion of hard termite nests and probably acts as Helmholtz resonator. The osteology of the auditory and pterygo-alisphenoid regions of extant Vermilingua is described, differences between *Eurotamandua* and *Manis* (Pholidota) are enumerated, and a classification of the Vermilingua is proposed. Anteaters must have diverged from a common xenarthran stem very early, i. e. well back in the Cretaceous. The basal dichotomy within Vermilingua into Myrmecophagidae and Cyclothuridae, too, most probably occurred in Cretaceous times.

Einleitung

Eurotamandua joresi Storch, 1981 aus dem Mittel-Eozän Deutschlands ist der mit Abstand älteste und am vollständigsten überlieferte fossile Ameisenbär. Zugleich ist es der einzige Nachweis eines Ameisenbären außerhalb der Neotropis. Die Fossilfunde der Vermilingua sind im übrigen auf ihr heutiges süd- und mittelamerikanisches Verbreitungsgebiet beschränkt und reichen dort nur bis zum Unter-Miozän (Santa Cruz-Formation Argentiniens) zurück. Diese neuweltlichen Fossilfunde sind sehr fragmentarisch und selten.

Das Typus-Skelett von *E. joresi* aus der Grube Messel bei Darmstadt weist außerordentlich weitreichende Übereinstimmungen mit den rezenten Gattungen *Myrmecophaga* und insbesondere *Tamandua* auf. Signifikante gemeinsame Sonderanpassungen liegen beispielsweise im Bau von Schädel und Unterkiefer, Vorderextremität und Becken. Daneben gibt es nur wenige Unterschiede, die auf Primitivausprägung von Merkmalen bei *Eurotamandua* beruhen. Als Beispiele sind der geschlossene Jochbogen und die vollständige Clavicula zu nennen. Lediglich der Bau der Gehörregion fällt anscheinend deutlicher aus dem Rahmen übereinstimmender biologischer Anpassungen von rezenten und fossilen Taxa. Aus einer konventionellen Röntgen-Schichtaufnahme (STORCH 1981) wurde auf einen halbringförmigen, schmalen Anulus tympanicus geschlossen. *Tamandua* und *Myrmecophaga* besitzen hingegen eine sehr komplex aufgebaute Bulla tympanica mit tympanalen Nebenhöhlen. Diese Diskrepanz fordert zu einer Neuuntersuchung auf. Weiterhin soll geprüft werden, ob bei *Eurotamandua* wie bei den rezenten Ameisenbären ein extrem

verlängerter knöcherner Gaumen ausgebildet ist, der die Choanen bis in die Nähe des Foramen magnum zurückversetzt. Diese Konfiguration stellt eine auffällige Autapomorphie der Vermilingua dar. Frühere Röntgenmethoden ließen keine Aussagen über die Morphologie der Schädelbasis zu. Über die deskriptiven Sachverhalte hinaus soll auf die mögliche Funktion und biologische Bedeutung der Apomorphien von Schädelbasis und Gehörregion eingegangen werden.

Die Präparationsmethoden von Wirbeltierfossilien aus der Grube Messel können für die wissenschaftliche Auswertung Probleme mit sich bringen. Die Skelette werden im Verband auf eine Kunstharz-Trägerplatte transferiert, wodurch bestimmte Aufsichten auf das Fossil – z. B. auf die Schädelbasis von *Eurotamandua* – nicht mehr möglich sind. Einen Ausweg bieten Röntgenverfahren. Mit Unterstützung der Werner-von-Siemens-Stiftung und der Deutschen Forschungsgesellschaft konnte am Forschungsinstitut Senckenberg eine digitale Radiographie aufgebaut werden (HABERSETZER und SCHAL 1990). Sie ermöglicht die Darstellung von Detailstrukturen, wie sie mit konventionellen Röntgenbildern nicht zu erreichen ist.

Material und Methode

Untersuchungsmaterial

Für die radiologische Neuuntersuchung stellte Herr Dr. G. JORES, Darmstadt, den in seinem Besitz befindlichen Holotypus von *Eurotamandua joresi* Storch, 1981 aus der Grube Messel zur Verfügung. Das rezente osteologische Material stammt aus den Sammlungen des Forschungsinstituts Senckenberg, Frankfurt am Main (SMF). Folgende Arten (in Klammern Anzahl der Schädel) wurden herangezogen: *Cyclopes didactylus* (Linnaeus, 1758) (6); *Myrmecophaga tridactyla* Linnaeus, 1758 (4); *Tamandua mexicana* (Saussure, 1860) (1); *T. tetradactyla* (Linnaeus, 1758) (8); *Manis gigantea* Illiger, 1815 (1); *M. javanica* Desmarest, 1822 (3); *M. pentadactyla* Linnaeus, 1758 (1); *M. temminckii* Smuts, 1832 (1); *M. tetradactyla* Linnaeus, 1766 (1) und *M. tricuspis* Rafinesque, 1821 (1). Den Abbildungen liegen die folgenden Exemplare zugrunde: Abb. 1: SMF 20 048; Abb. 2: SMF 18 190; Abb. 3: Coll. JORES, Darmstadt; Abb. 4: SMF 33 554; Abb. 5: SMF 15 424; Abb. 6: SMF 59 390.

Röntgentechniken

Die Übersichtsaufnahmen (Abb. 3–6a) wurden mit einem Siemens Nanodor 2 auf einem 40-4-HD-Bildverstärker erstellt. Die Röntgenbilder wurden über das Transicon-Verfahren nachbearbeitet. Die Detail-Radiographien (Abb. 4b, 6b) wurden auf Materialprüffilm (DuPont NDT 35) angefertigt und mit photographischen Masken nachbearbeitet.

Frühere Röntgenuntersuchungen an *Eurotamandua* wurden in der Ebene der Kunstharz-Trägerplatte des Fossils ausgeführt (STORCH 1981). Bei den Neuuntersuchungen haben wir dagegen die Fossilplatte in Serienaufnahmen um bis zu 60° in der cranio-caudalen Achse verkippt. Durch „Freiprojektion“ wurde erkannt, daß die Bulla tympanica und die benachbarten Strukturen nur auf der rechten Schädelseite erhalten sind. Der Aufnahmewinkel in Abb. 3a–b lag bei 35°, bedingt durch die ursprüngliche schräge Einbettung des Schädels im Gestein. Durch stärkeres oder schwächeres Verkippen unter Röntgendurchleuchtung war ein Mitdrehen von Schädelbasis und knöchernem Gaumen bei unveränderter Lagebeziehung zur Ohrregion zu beobachten. Demgegenüber veränderte die hintere Jochbogenwurzel, die vom Schädel seitlich etwas absteht, ihre Lage perspektivisch. Entsprechend der Schädelhaltung von *Eurotamandua* wurden von den rezenten Arten Schädelhälften in Lateralansicht geröntgt.

Ergebnisse und Diskussion

Schädelbasis und Gehörregion rezenter Ameisenbären

Zur Osteologie von Temporal- und Pterygo-Alisphenoid-Region:

Ameisenbären zeichnen sich durch bemerkenswerte Sonderanpassungen des Kauapparates, der Vorderextremitäten und des Verdauungstraktes aus, die in Verbindung mit der hochspezialisierten insektivoren Ernährungsweise stehen – dem Fressen von vorzugsweise Ameisen und Termiten. Aber auch das Basicranium und die Temporalregion haben im

Zusammenhang mit der Myrmecophagie Umgestaltungen erfahren, wie sie einmalig unter Säugetieren sind. Schädelanatomisch gleichen sich die beiden Gattungen *Myrmecophaga* Linnaeus, 1758 und *Tamandua* Gray, 1825 weitgehend, und die im folgenden für *Tamandua* dargelegten Verhältnisse können grundsätzlich für *Myrmecophaga* übernommen werden. Dagegen weicht die dritte rezente Gattung, *Cyclopes* Gray, 1821, in einigen Eigenheiten ab.

Die folgenden Beschreibungen basieren auf eigenem Material (Forschungsinstitut Senckenberg) und den Angaben von VAN KAMPEN (1905) und vor allem von GUTH (1961).

Tamandua

Der knöcherne Gaumen verlängert sich derart nach hinten, daß die Choanen im Hinterhauptbereich kurz vor dem Foramen magnum liegen. Eine vergleichbare Konfiguration tritt bei keinem anderen terrestrischen Eutherier auf, lediglich Wale zeigen geringgradig eine ähnliche Entwicklung. Der harte Gaumen wird von den langen, kräftig entfaltenen Palatina und Pterygoidea gebildet, deren horizontale Gaumenfortsätze sich jeweils in der Medianlinie zusammenschließen. Die Pterygoidea begrenzen somit die hintere ventrale Wand des sehr langen Nasopharynx und beteiligen sich an der Umfassung der Choanen (Abb. 2).

Die Verlängerung des harten Gaumens und die Rückverlagerung der Choanen verursachen beträchtliche Abänderungen in der Gehörregion, insbesondere in den Lagebeziehungen bestimmter Schädelöffnungen und in der Zusammensetzung der knöchernen Bulla. So wird beispielsweise die Tubenöffnung, die bei Säugern gewöhnlich in der vorderen Umgrenzung der Paukenhöhle liegt, in deren hinteren Bereich zurückversetzt. Dort wird das Ostium tubae von Ectotympanicum, Processus tympanicus des Basioccipitale und Pterygoid eingefaßt (Abb. 2) (ZUCKERKANDL 1904; DENKER 1905).

Der Aufbau der Bulla tympanica und die Lage und Ausdehnung tympanaler Nebenhöhlen sind für *Tamandua* und *Myrmecophaga* in hohem Maße kennzeichnend und in vergleichbarer Form von keinen anderen Säugern bekannt. Die Anzahl der an der Begrenzung der geräumigen Paukenhöhle beteiligten Schädelknochen erreicht hier ein Maximum. Von denjenigen Elementen, die sich überhaupt an der Bulla beteiligen können (Petrosium, Ectotympanicum, Squamosum, Alisphenoid, Entotympanicum, Basisphenoid, Basioccipitale, Pterygoid, Exoccipitale, Processus Folii des Malleus = Goniale, Tympanohyale; VAN KAMPEN 1905), bilden alleine 9 den knöchernen Mittelohr-Komplex der beiden Ameisenbären-Gattungen.

Das geschlossen-ringförmige Ectotympanicum ist eng mit Petrosium und Squamosum verschmolzen. Es verbreitert sich ventral sehr stark und bildet nach außen einen Recessus meatus und nach innen die untere Wand des Cavum tympani. Der Trommelfelling ist stark geneigt. Ein stark reduziertes, caudales Entotympanicum ist bei *Myrmecophaga* und *Tamandua* nach GUTH (1961) vorhanden: Es beteiligt sich als kleine Knochenlamelle an der Bildung der Rückwand des Cavum tympani. Es ist zwischen Petrosium, Exoccipitale und Tympanicum eingeschoben und liegt in der Vorderwand der Grube, die in das Foramen jugulare führt (Abb. 2). Einschränkend ist allerdings festzuhalten, daß bei Ameisenbären – im Unterschied etwa zu Dasypodiden (REINBACH 1952) – kein positiver embryologischer Beleg für ein Entotympanicum vorliegt. An Stelle des rückgebildeten Entotympanicums beteiligt sich der Processus tympanicus des Basioccipitale an der medialen Wand der Paukenhöhle (Abb. 1b). Dieser Knochenfortsatz ist zum Cavum tympani hin etwas ausgehöhlt und bildet auf diese Weise eine kleine tympanale Nebenhöhle. Vervollständigt wird die Innenwand und der medioventrale Teil der Bulla nach vorn von einer annähernd vertikalen Lamelle des Pterygoids, auf die sich auch die eben genannte Nebenhöhle ausdehnt (Abb. 1b). Nach oben setzt sich die Paukenhöhle in Form des tiefen Recessus eptympanicus für Hammer und Amboß in das Squamosum fort, und ein kleiner

Sinus im Squamosum erweitert noch den epitympanalen Raum. Die obligate Beteiligung des Petrosom an der Begrenzung des Mittelohrraumes erstreckt sich auf den dorsomedialen (Promontorium) und dorsocaudalen (Pars mastoidea) Bereich. Die Wand der Pars mastoidea an der Schädelaußenseite ist bei *Tamandua* relativ dünn und stellt den Boden der weiten, tiefen Fossa subarcuata dar (Abb. 1a–b). Bei *Myrmecophaga* ist diese Fossa seichter. Schließlich bilden noch Tympanohyale und Processus Folii weitere, wenn auch unbedeutende Bestandteile der Bulla ossea. Ersteres liegt, durch Suturen kaum abgrenzbar, zwischen Ectotympanicum, Exoccipitale und Pars mastoidea des Perioticums. Der Processus Folii ist eng mit dem Ectotympanicum verschmolzen, an dessen Vorderrand er einen kleinen Knochenvorsprung ausbildet.

Eine sehr auffällige Autapomorphie der Gattungen *Tamandua* und *Myrmecophaga* ist eine große Nebenhöhle, die vor dem Cavum tympani gelegen ist und mit ihm weit kommuniziert (Abb. 1a–b). Schon früh wurde erkannt (z. B. HYRTL 1845; FLOWER 1885), daß es sich hierbei um einen hypotympanalen Sinus handelt. Dennoch hat sich in Lehrbüchern vielfach die Ansicht gehalten, daß diese Höhle vom Nasen-Rachen-Raum ausgeht und keinerlei Verbindung zum Mittelohr hat (z. B. GRASSÉ 1955; MOORE 1981; STADTMÜLLER 1936; STARCK 1979; WEBER 1928).

Die akzessorische Bulla tympanica, welche die Nebenhöhle umschließt, wölbt sich am harten Gaumen vor dem Ectotympanicum als flache Beule vor (Abb. 2). Sie wird von Pterygoid und Alisphenoid gebildet. Es ist schwierig, die Anteile beider Knochen auseinanderzuhalten, da sie sehr früh miteinander verschmelzen. Im Anschluß an GUTH (1961) bezeichnen wir diesen Komplex daher als Pterygo-Alisphenoid (Abb. 1b). Es kann aber festgehalten werden, daß das Pterygoid die medioventrale Wand und das Alisphenoid die Dorsalwand bilden, und daß beide Knochen sich an der Außen- und Innenwand beteiligen. An juvenilen Schädeln von *Tamandua tetradactyla* (Senckenberg-Museum, SMF 11449, 12947) verläuft in Ventralansicht die Naht zwischen Alisphenoid und Pterygoid über den rostralateralen Bereich der akzessorischen Bulla. Das Alisphenoid schließt dementsprechend das Foramen ovale vollständig ein (die Naht zwischen For. ovale und Squamosum in Abb. 2 entsteht bei der Vereinigung von zwei lateralen Alisphenoid-Schenkeln). Die tympanale Nebenhöhle ist voluminöser als das Cavum tympani (bei *Myrmecophaga* ist dieser Unterschied beträchtlich). Die beiden Räume sind durch eine kräftige, hohe Crista des Pterygo-Alisphenoids (Abb. 1b) und eine häutige Membran teilweise voneinander getrennt. Sie kommunizieren über eine weite Perforation in dieser Membran (VAN KAMPEN 1905; eigenes Material).

Ein weiterer großer Sinus liegt bei *Tamandua* im knöchernen Gaumen jeweils vor der akzessorischen Bulla (Abb. 1b). Er dehnt sich hauptsächlich im Palatinum aus, erstreckt sich aber auch auf den vorderen Teil des Alisphenoids. Dieser pneumatische Raum steht in keiner Verbindung mit dem Mittelohr und seinen Nebenhöhlen. Er fehlt bei *Myrmecophaga*.

Cyclopes

Auch beim Zwergameisenbären, *Cyclopes didactylus*, erstrecken sich die Pterygoidea weit nach hinten bis vor das Foramen magnum, und sie bilden horizontale Gaumenplatten aus. Im Unterschied zu *Tamandua* und *Myrmecophaga* berühren sich die Pterygoidea und das caudale Drittel der Palatina nicht in der Medianlinie, sondern lassen einen Spalt zwischen sich frei. Dieser Spalt wird durch eine derbe bindegewebige Membran verschlossen (PARKER 1886), so daß auch hier ein sehr langer Nasopharynx und sehr weit rückverlagerte Choanen vorliegen. Der vollständig knöchern geschlossene Gaumen von *Tamandua* und *Myrmecophaga* stellt gegenüber den Verhältnissen bei *Cyclopes* sicherlich den abgeleiteten Zustand dar. Funktionell wird aber – besonders auch im Hinblick auf die wesentlich geringere Schädelgröße von *Cyclopes* – kein gravierender Unterschied zwischen beiden Verschlussmodi des Gaumens bestehen.

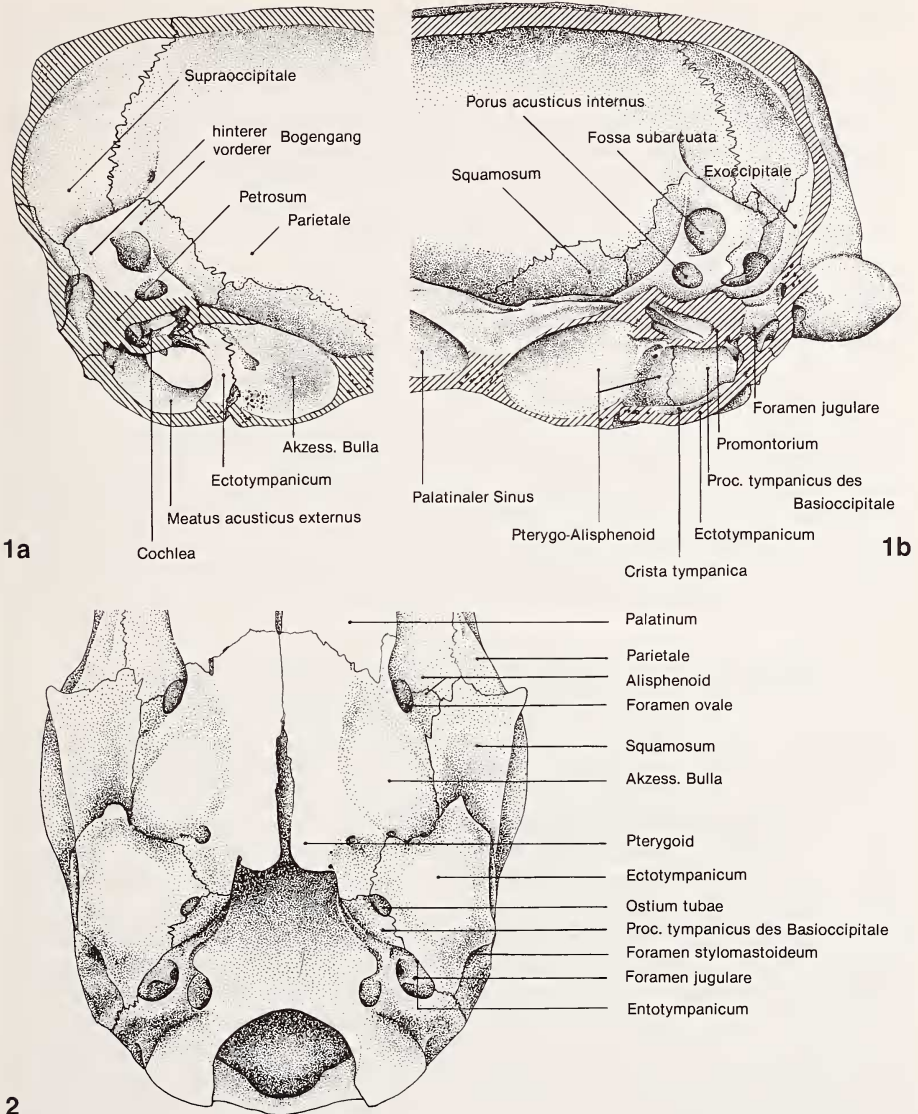


Abb. 1-2. Schädel von *Tamandua tetradactyla*, 1a-b: Parasagittaler Schnitt durch die Gehörregion der linken Seite. a = Aufsicht von medial, b = Aufsicht von lateral.

2: Schädelbasis in Aufsicht von ventral

In der Gehörregion von *Cyclopes* fällt vor allem auf, daß eine akzessorische Bulla tympanica fehlt. Weder Pterygoid noch Alisphenoid weisen auch nur im Ansatz eine Pneumatisierung für tympanale Nebenhöhlen auf (Abb. 5). Der Erwerb einer akzessorischen Bulla bei *Tamandua* und *Myrmecophaga* wird ebenfalls als abgeleiteter Zustand gewertet.

Das Cavum tympani ist sehr geräumig. Das ringförmige Ectotympanicum ist unten und hinten stark verbreitert. Ein schmaler rostradorsaler Abschnitt des Ectotympanicums

überbrückt eine längliche Konkavität in der Außenseite des Squamosum, die nach hinten in den Recessus epitympanicus einmündet. Das Basioccipitale ist von der Wand der Paukenhöhle ausgeschlossen. Petrosium, Tympanohyale und – nach GUTH (1961) – ein kleines Entotympanicum bilden die Rückwand der Bulla, und Pterygoid, Alisphenoid, Squamosum und Ectotympanicum stellen ihre Vorderwand. Nach ventral erfolgt der Abschluß innen durch das Pterygoid und außen durch das Ectotympanicum. Die Fossa subarcuata im Petrosium ist wie bei *Tamandua* weit und sehr tief.

Radiologische Darstellung

Die beiden auffälligsten apomorphen Merkmale von Schädelbasis und Gehörregion der Ameisenbären ergeben im Röntgenbild eine sehr kennzeichnende Konfiguration. Der extrem lange, unten von horizontalen Gaumenplatten begrenzte Nasopharynx zeichnet sich dorsal und ventral als schnurgerade Kontur ab (Abb. 4a, 5). Hierbei handelt es sich um eine Autapomorphie der Unterordnung Vermilingua. Die Gehörregion von *Tamandua* (Abb. 4a) zeigt drei aneinandergrenzende, ungefähr gleichgroße Hohlräume, die mehr oder weniger kreisförmig umschrieben sind. Es sind von vorn nach hinten die akzessorische Bulla tympanica, die Paukenhöhle und – dorsocaudal an das Cavum tympani anschließend – die Fossa subarcuata im Perioticum. Die Bulla tympanica liegt weit hinten an der Schädelbasis. Die rostrale tympanale Nebenhöhle stellt eine Autapomorphie der Familie Myrmecophagidae dar; bei *Cyclopes* (Familie Cyclothuridae) ist sie auch andeungsweise nicht vorhanden (Abb. 5).

Zur Funktion und biologischen Rolle des verlängerten Gaumens und der akzessorischen Bulla tympanica

Die extreme Verlängerung des knöchernen Gaumens bei den Ameisenbären steht in Verbindung mit der myrmecophagen Ernährungsweise. (Eine derartige Verlängerung fehlt bei den ebenfalls myrmecophagen *Orycteropus*, *Proteles* und *Myrmecobius*. Sie besitzen Zähne und ihre Kaumuskeln und Kiefergelenke sind nicht wie bei Ameisenbären rückgebildet; sie sind daher in der Lage, die Insektennahrung im Mund zu manipulieren. Rückverlagerte Choanen kommen sonst bei Wirbeltieren mit aquatiler Lebensweise wie Walen vor). Mächtige Speicheldrüsen feuchten die wurmförmige, weit ausstreckbare Zunge an, und mit ihrer Hilfe werden große Mengen von Ameisen und Termiten und gelegentlich auch Larven anderer Insekten aufgenommen. Die völlige Zahnlosigkeit, die dünnen spangenförmigen Unterkiefer und die nur locker dem Schädel angelagerten Gelenkköpfchen der Unterkiefer verhindern wirkungsvolles Kauen. Die Nahrung wird nicht in Form von diskreten Bissen in die Mundhöhle aufgenommen oder zwischen den Kiefern entsprechend manipuliert, sondern sie besteht aus einer großen Zahl von kleinen Partikeln, die über die ganze Zunge verteilt sind. Der verlängerte Gaumen schließt die enge Röhre, in der die Zunge gleitet, nach oben ab, und er stellt ein solides Widerlager dar für eine feste, dicke Wangenfalte, die ihm beiderseits angepreßt ist. Diese Einrichtung unterstützt den Nahrungstransport zum Schlund, da nur Insekten auf dem hinteren Zungenabschnitt beim Zurückziehen in den Schluckbereich gelangen. Nach KÜHLHORN (1939) pressen die Kiefer die Wangenfalten beim Herausstrecken der Zunge weit nach median, so daß Insekten von der vorderen Zunge von Wangenpapillen abgekämmt werden können. Beim Einziehen kämten dann ihrerseits Borsten des hinteren Zungenabschnitts diese Insekten ab und befördern sie zu den Schluckeinrichtungen.

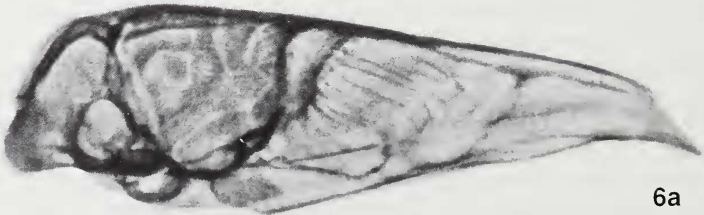
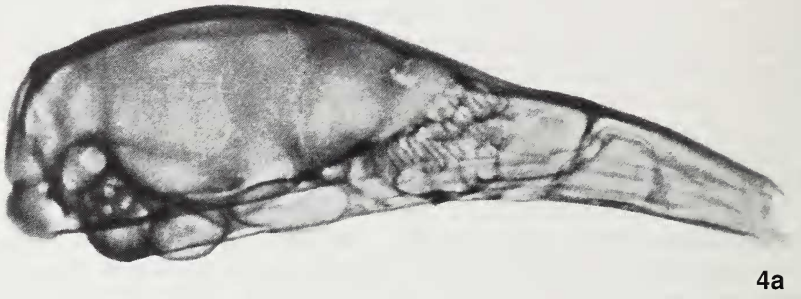
Die aufgenommenen Insekten sind gewöhnlich mobil und vielfach sehr aggressiv. Es muß daher erreicht werden, daß die Nasenhöhlen von innen her vor eindringenden Ameisen und Termiten geschützt werden. *Tamandua* und *Myrmecophaga* fressen durchaus auch solche Arten, die für ihre sehr aggressive Nestverteidigung durch Beißen, Stechen

oder Absonderung chemischer Mittel bekannt sind (REDFORD 1987). Der verlängerte harte Gaumen, der die Choanen bis in die Occipitalregion verlagert, stellt eine weitreichende, wirkungsvolle Trennwand hierfür dar.

Die akessorische *Bulla* von *Tamandua* und *Myrmecophaga* bewirkt eine erhebliche Vergrößerung des Tympanalraumes. Für die Schallübertragung ergibt sich hieraus eine geringere Dämpfung für tieffrequente Schallwellen und damit eine Empfindlichkeitssteigerung für tiefe Töne. Möglicherweise wirkt die akessorische *Bulla* sogar als Helmholtz-Resonator, und es kommt zu einer Verstärkung in einem engen Bereich tiefer Frequenzen, der ökologisch wichtige Schallereignisse umfaßt. Für einen Resonator spricht die relativ abgeschlossene Form der tympanalen Nebenhöhle mittels eines Knochenkammes und einer perforierten Membran. Bei terrestrischen, nicht subterran lebenden Säugern wird die Mittelohr-Vergrößerung zur Sensitivitätssteigerung für tiefe Frequenzen entweder im Kontext mit einer Feindvermeidung und/oder mit offenen Lebensräumen wie Wüsten oder Halbwüsten gesehen (z. B. WEBSTER 1966; NOVACEK 1977; FLEISCHER 1978). Diese biologischen Rollen sind jedoch schwerlich auf *Tamandua* und *Myrmecophaga* zu beziehen. Die Tiere zeichnen sich durch sehr geringe Fluchtdistanzen und -geschwindigkeiten aus und verlassen sich gegenüber Feinden auf Drohen und blitzschnelles Zuschlagen mit den muskelbepackten und krallenbewehrten Vorderextremitäten (KRIEG und RAHM 1961). Tieffrequente Schallwellen haben für Wüstentiere den Vorteil geringerer atmosphärischer Abschwächung. Ihre größere Reichweite ist sehr wichtig für soziale Kontakte bei Säugern wie den Ctenodactyliden, die verstreut in der Weite von Wüsten leben. Einer solchen Situation werden weder die Lebensräume noch das bekannte Sozialverhalten der Ameisenbären gerecht.

Wir vermuten hingegen, daß die akustische Spezialisierung der beiden Ameisenbären-Gattungen in Verbindung mit dem Nahrungserwerb steht. Extreme Sonderanpassungen der gesamten Vorderextremität, von denen einige Autapomorphien der *Vermilingua* darstellen, dienen dem Aufbrechen von oft betonharten Termitenbauten und ameisenbefallenem Holz (STORCH 1981; TAYLOR 1985). Wir gehen davon aus, daß beim Anschlagen der festen Insektenester eine Art Perkussion erfolgt. Bei der Perkussion von Hohlräumen wirken hochfrequente, an der Oberfläche entstehende Geräusche störend, während die Lage und die Ausdehnung eines unter der Oberfläche gelegenen Hohlraumes durch Intensität und Dauer (d. h. die Dämpfung der Eigenresonanz) tieffrequenten Schalls mitgeteilt wird. Im Sinne eines gezielten und schnellen Aufbrechens der Bauten erscheint uns die Funktion der akessorischen *Bulla tympanica* als akustische Anpassung an den Nahrungserwerb sehr naheliegend. *Cyclopes* besitzt keine derartige tympanale Nebenhöhle. Dieser Unterschied mag damit zusammenhängen, daß *Cyclopes* sich ausschließlich von Ameisen ernährt und keine harten Termitenbauten aufbricht (MONTGOMERY 1985; REDFORD 1987; TAYLOR 1985).

Etwas ungewöhnlich mag die Lage der akessorischen *Bulla* erscheinen. Das Mittelohr muß physiologische Anforderungen im Rahmen der artspezifischen räumlichen und morphologischen Bedingungen am Schädel erfüllen (FLEISCHER 1978; MAIER 1990). Eine voluminöse *Bulla tympanica* würde sich nicht in das Konstruktionsprinzip des glattröhrenförmigen Schädels von *Tamandua* und *Myrmecophaga* einfügen. Die Ausbildung von Nebenhöhlen in der Pars mastoidea des Perioticums, die bei *Eutheria* eine verbreitete Lösung darstellt, scheidet aus Platzgründen aus, denn das Cavum tympani ist schon sehr weit hinten am Schädel gelegen (Abb. 1a–b, 4a). Dafür stellt die Pterygo-Alisphenoid-Region am verlängerten harten Gaumen Material für einen hypotympanalen Sinus rostral von der Paukenhöhle zur Verfügung.



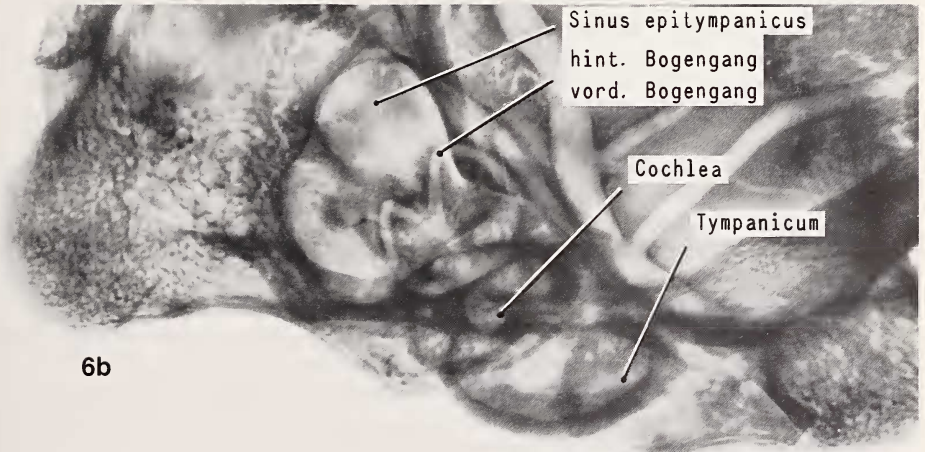
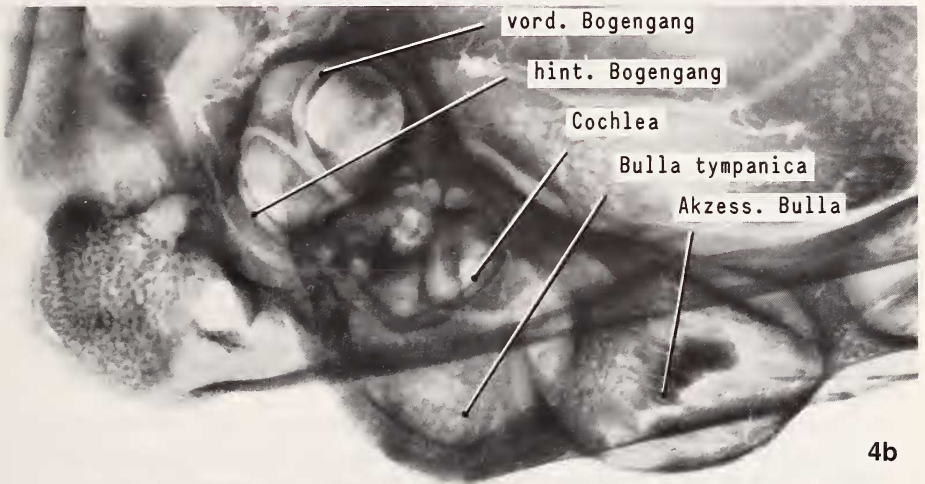
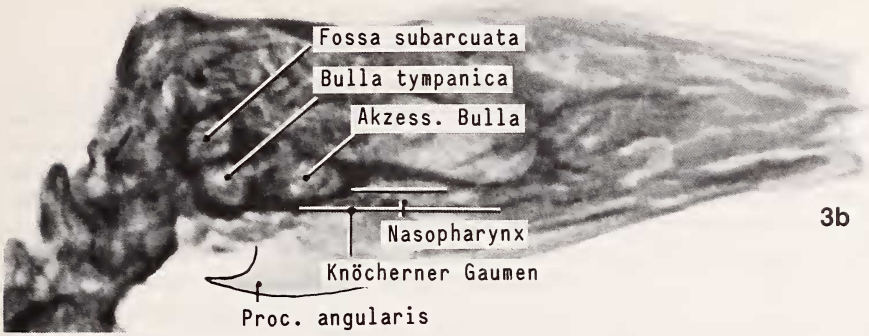


Abb. 3-6. Röntgenaufnahmen von Ameisenbären- und Schuppentier-Schädeln von lateral. Alle Schädel sind in der Mediosagittalebene halbiert. 3a-b: *Eurotamandua jorezi*, Holotypus aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt. Der Facialschädel vor der Orbita ist stark zerdrückt und in der Horizontalebene ausgebreitet. 4a-b: *Tamandua tetradactyla*. a = Übersichtsaufnahme, b = Detailradiographie der Gehörregion. 5: *Cyclopes didactylus*. Übersichtsaufnahme. 6a-b: *Manis javanica*. a = Übersichtsaufnahme, b = Detailradiographie der Gehörregion

**Verlängerter harter Gaumen und akzessorische Bulla tympanica
bei *Eurotamandua joresi* aus Messel**

Der Myrmecophagide *Eurotamandua joresi* wurde an Hand eines fast vollständigen, sehr plastisch erhaltenen Skelettes aus dem unteren Mittel-Eozän (= unteres Geiseltalium, Paleogene Mammal Unit MP 11) der Grube Messel bei Darmstadt beschrieben (STORCH 1981). Hinzu kamen später leicht fragmentierte Einzelknochen – Ulna und Radius – aus der etwa gleichaltrigen Unterkohle des Geiseltals bei Halle (STORCH und HAUBOLD 1989). Dieses Fossilmaterial zeigt zum einen die autapomorphen Merkmale der Xenarthra: Xenarthrale Wirbelverbindungen im hinteren Rumpfbereich und Synsacrum durch Synostose zwischen Ischium und Pseudosacralwirbeln. Ebenso deutlich sind auch bereits Autapomorphien der Familie Myrmecophagidae ausgeprägt: Spezialanpassungen von Metacarpale 3 und Mittelfinger sowie von Entepicondylus und Deltopectoralgebiet des Humerus (Einzelheiten siehe bei STORCH 1981; STORCH und HAUBOLD 1989). Außerordentlich weitreichend ist die osteologische Übereinstimmung mit der rezenten Gattung *Tamandua*, und dementsprechend groß sind Unterschiede zu *Cyclopes* (Familie Cyclothuridae).

Harter Gaumen, Nasopharynx und Schädelbasis von *Eurotamandua* (Abb. 3a) zeigen das gleiche Bild, das für rezente Myrmecophagiden so außerordentlich kennzeichnend ist (Abb. 4a). Der knöcherne Gaumen bildet als auffällig geradlinige Kontur die ventrale Begrenzung des Schädels bis weit in den Bereich der akzessorischen Bulla nach hinten. Weiter dorsal und parallel dazu liegt die Schädelbasis, und beide Linien schließen den sehr langen Nasopharynx ein (Abb. 3b). Die verlängerten Pterygoidea von *Eurotamandua* sind wie bei den heutigen Vermilingua mit horizontalen Gaumenfortsätzen ausgestattet, und somit sind die Choanen in den occipitalen Bereich rückverlagert. In den Fällen, in denen sich die Pterygoidea nur mit vertikalen Platten caudad verlängern, ergibt sich eine abweichende Konfiguration im Röntgenbild (Abb. 6a). *Eurotamandua* besitzt keinen paranasalen Sinus im Palatinum wie *Tamandua* (Abb. 4a) und gleicht hierin *Myrmecophaga*.

Der Vergleich der Gehörregion von *Eurotamandua joresi* (Abb. 3a) und *Tamandua tetradactyla* (Abb. 4a) läßt klar erkennen, daß sowohl die Größenverhältnisse als auch die Lagebeziehungen von Bulla tympanica, akzessorischer Bulla und Bogengangsapparat (erkenntlich an dem durch die Fossa arcuata umschriebenen Raum) sehr ähnlich sind. Der gesamte Komplex liegt bei beiden Arten weit aboral am Schädel. Es ist zu vermuten, daß sich die Cochlea bei *Eurotamandua* ebenso wie bei *Tamandua* deutlich über der Schädelbasis befindet und im Unterschied zu *Cyclopes* (Abb. 5) und *Manis* (Abb. 6a) nach ventral einem großen Tympanalraum gibt. Die Ausbildung der für Myrmecophagidae hochrangig autapomorphen akzessorischen Bulla bei *Eurotamandua* und deren Größen- und Lageübereinstimmung mit *Tamandua* läßt uns annehmen, daß sich auch der anatomische Aufbau der Gehörregion mit den Verhältnissen bei den rezenten Arten deckt. *Myrmecophaga* besitzt eine im Verhältnis zum Cavum tympani größere hypotympanale Nebenhöhle als *Eurotamandua* und *Tamandua*. Bei den Cyclothuridae (*Cyclopes*; Abb. 5) fehlt eine akzessorische Bulla.

Wir können also die früher vermutete halbringförmige Struktur eines offenen Ectotympanicums, wie sie sich im konventionellen Röntgentomogramm zeigte (STORCH 1981), hier nicht bestätigen. Da seinerzeit die Röntgen-Schnittebenen parallel zur Oberfläche der Fossilträgerplatte gelegt waren, betrug die Orientierung zum Schädel ungefähr 35° ventrolateral. Dadurch sind eine Reihe von möglichen Anschnitten mit nur unvollständiger Erfassung einer geschlossenen Bulla tympanica denkbar.

Unterschiede zwischen *Eurotamandua* und Schuppentieren (Pholidota) an Schädelbasis und Gehörregion

Myrmecophage Säugetiere weisen eine große Anzahl konvergent entstandener Merkmale auf. So ist bei Myrmecophagiden, Pholidoten und Tachyglossiden in Verbindung mit dem langen Gaumen die Tubenöffnung in den caudalen Bereich des Cavum tympani gerückt. Innerhalb der Eutheria stellen sowohl die Xenarthra als auch die Pholidota offensichtlich sehr früh abgezweigte, in manchen Merkmalen außerordentlich primitive, persistierende Gruppen dar (STARCK 1941). Dies erschwert die Suche nach apomorphen Kriterien und erklärt die große Divergenz heutiger Klassifikationen. *Eurotamandua* wurde – vor allem vor dem Hintergrund paläobiogeographischer Probleme – von NOVACEK (1982, 1990) und ROSE (1984) als mögliches, vielleicht aberrantes Schuppentier und von MCKENNA (1987) als Palaeanodote klassifiziert. (Zur vermeintlichen paläobiogeographischen Unvereinbarkeit eines Ameisenbären-Fundes in Europa siehe STORCH 1986, 1990.) Daher soll hier auf die gravierenden, gruppenspezifischen Unterschiede von Schädelbasis und Gehörregion zwischen *Eurotamandua* (Abb. 3a) und *Manis* (Abb. 6a) hingewiesen werden. Zum abweichenden Bau der Ohrregion der Palaeanodonta (Familien Metacheiromyidae und Epoicotheriidae) kann auf die Arbeiten von SIMPSON (1931), EMBRY (1970) und ROSE und EMBRY (1983) verwiesen werden.

Der harte Gaumen von *Manis* wird nach hinten von den Palatina begrenzt. Die Pterygoidea sind sehr lang und reichen mit vertikalen Platten beiderseits bis zum Ectotympanicum aborad. Sie bilden aber im Unterschied zu den *Vermilingua* keine horizontalen Gaumenplatten aus. Die Röntgenbilder veranschaulichen dies: Bei *Eurotamandua*, *Tamandua* und *Cyclopes* laufen Schädelbasis und harter Gaumen als geradlinige parallele Konturen bis zur *Bulla tympanica* bzw. zur akzessorischen *Bulla* nach hinten durch (Abb. 3a, 4a, 5), während bei *Manis* die untere gerade Kontur des harten Gaumens weit vorher abbricht und sich in Form des leicht dorsad geschwungenen, weniger dichten Ventralrandes der vertikalen Pterygoidlamelle bis zum Ectotympanicum fortsetzt (Abb. 6a).

Das Ectotympanicum von *Manis* hat die Form eines mehr oder weniger breiten, nach oben nicht ganz geschlossenen Ringes. Anders als bei den *Vermilingua* erwächst es nicht mit seiner Umgebung, um eine geräumige, komplex zusammengesetzte *Bulla tympanica* zu bilden (Abb. 6b). Auch für die unteroligozäne nordamerikanische Maniden-Gattung *Patriomanis* gibt es keinen Hinweis auf eine am Schädel befestigte *Bulla* (EMERY 1970). Im Vergleich zu *Eurotamandua* und den rezenten Myrmecophagidae besitzt *Manis* einen sehr kleinen Hypotympanalraum. Dies kommt auch in der mehr ventralen Lage von Cochlea und Vestibularorgan – bezogen auf die Schädelbasis – bei *Manis* (Abb. 6b) gegenüber *Tamandua* (Abb. 4b) zum Ausdruck. *Eurotamandua* verhält sich hierin aufgrund der Lagebeziehungen von *Bulla* und Schädelbasis (Abb. 3a) wie *Tamandua*.

Maniden besitzen keine hypotympanalen Nebenhöhlen, dafür aber einen sehr ausgedehnten Sinus epitympanicus, wodurch sie sich auffällig von den Myrmecophagiden unterscheiden. Das Cavum tympani von *Manis* wird von Petrosom, Squamosum und Ectotympanicum begrenzt. (VAN KAMPEN [1905] sprach ein sehr kleines Knöchelchen zwischen Ectotympanicum und Petrosom bei *M. tricuspis* und ein entsprechendes, kräftigeres Knochenelement bei *M. gigantea* als wahrscheinliches Entotympanicum an. Bei 5 weiteren *Manis*-Arten fand er keine Spur eines Entotympanicum, und auch JOLLIE [1968] bezweifelt dessen Existenz bei *M. javanica*.) Das Cavum tympani ist membranös in zwei kommunizierende Abschnitte unterteilt, einen unteren für Trommelfell, Hammergriff und Ostium tubae und einen oberen für die Gehörknöchelchen, den Musculus stapedius und die Paukenfenster (ESCHWEILER 1899). Die Paukenhöhle setzt sich nach dorsocaudal über ein weiteres Foramen pneumaticum in einen großen epitympanalen Sinus fort, der den hinteren Teil des Squamosums aufbläht (Abb. 6b). Im Röntgenbild ergeben sich damit

unterschiedliche Konfigurationen: Die dorsocaudale Ringstruktur in der Gehörregion umschreibt bei den Ameisenbären (Abb. 3a, 4a, 5) die Fossa subarcuata. Die entsprechende Struktur von *Manis* (Abb. 6a–b) grenzt die epitympanale Nebenhöhle ab; sie ist größer und gegenüber dem Ectotympanicum viel weiter aborad ausgedehnt. Insbesondere fehlt den Ameisenbären auch das markante Tentorium osseum zwischen Fossa cerebialis und cerebellaris, das sich bei *Manis* in bezeichnender Weise in die rostrale Kontur des Sinus epitympanicus fortsetzt (Abb. 6a).

Eurotamandua weist also weder am harten Gaumen noch in der Gehörregion Merkmale auf, die eine Zuordnung zu den Pholidoten rechtfertigen oder überhaupt erst nahelegen würden.

Phylogenetische Schlußfolgerungen

Es gibt eine Reihe von gewichtigen Argumenten, die traditionelle Zweiteilung der Xenarthra in Pilosa Flower, 1883 (Ameisenbären + Boden- und Baumfaultiere) und Cingulata, Illiger 1811 (Gürteltiere i. w. S.) aufzugeben. Die Vermilingua nehmen innerhalb der Xenarthra eine isolierte Position ein und müssen schon sehr früh von einer gemeinsamen Wurzel abgezweigt sein. Diese Sonderstellung geht aus Untersuchungen so unterschiedlicher Merkmalskomplexe hervor wie beispielsweise: Verlauf der Arteria carotis interna (BUGGE 1979), Osteologie der Temporalregion (GUTH 1961), Fußbau, Ernährungssystem (HOFFSTETTER 1954, 1982), weiblicher Reproduktionstrakt (NOVACEK und WYSS 1986), Albumin-Immunologie (SARICH 1985).

Aus paläontologischer Sicht untermauern frühere (STORCH 1981; STORCH und HAUBOLD 1989) und die hier vorgestellten Befunde an *Eurotamandua* die Annahmen einer sehr frühen Radiation der Xenarthra und eines entsprechend langen Eigenweges der Vermilingua. Der heutige Anpassungstyp *Tamandua* kann praktisch unverändert zu der 50 Millionen Jahre alten Gattung *Eurotamandua* zurückverfolgt werden. Die ältesten Nachweise unbestrittener Xenarthra stammen aus dem jüngeren Paläozän Südamerikas. Diese Funde sind eindeutig auf Gürteltiere – wahrscheinlich der dasypodiden und glyptodontiden Zweige (CIFELLI 1983; ENGELMANN 1985) – zu beziehen. Es sind keine Fossilien bekannt, die zwischen den drei klar differenzierten Unterordnungen der Ameisenbären, Gürteltiere und Faultiere vermitteln. All dies legt es nahe, daß die frühesten Fossilnachweise wesentlich jünger sind als der Ursprung der betreffenden Gruppe, und daß die stammesgeschichtliche Aufspaltung der Xenarthra tief in der Kreidezeit erfolgt ist.

Die Bedeutung von *Eurotamandua* für die stammesgeschichtliche Rekonstruktion der Vermilingua reicht noch weiter. *Eurotamandua*, *Tamandua* und *Myrmecophaga* unterscheiden sich durch gemeinsame Sonderanpassungen der Hand und des Ellbogengelenks von *Cyclopes* (STORCH 1981; STORCH und HAUBOLD 1989). Die vorliegende Untersuchung der Gehörregion hat ergeben, daß auch hier gavierende Unterschiede bestehen. *Eurotamandua*, *Tamandua* und *Myrmecophaga* besitzen in der akzessorischen Bulla tympanica eine sehr bemerkenswerte Synapomorphie. *Cyclopes* ist deutlich primitiver, denn hypotympanale rostrale Nebenhöhlen fehlen auch ansatzweise. Eine sekundär erfolgte Rückbildung einer morphologisch so komplexen Struktur, die im funktionellen Kontext des Hörens steht, schließen wir aus. Auch die *Cyclopes* nahverwandte Gattung *Palaeomyrmidon* aus dem Pliozän Argentinien zeigt offensichtlich keine rostrale Erweiterung des Cavum tympani. Es ist zu folgern, daß die basale Dichotomie innerhalb der Vermilingua dem Auftreten von *Eurotamandua* im unteren Mittel-Eozän weit vorausgegangen ist und noch in der Kreide anzusetzen ist. Unsere Ansichten über das hohe erdgeschichtliche Alter der Vermilingua und ihrer beiden stammesgeschichtlichen Linien decken sich mit der Stammbaum-Darstellung bei THENIUS (1988). Wir halten die Unterschiede zwischen *Cyclopes* und der Gruppe *Eurotamandua* – *Tamandua* – *Myrmecophaga* für so signifikant und gewichtig, daß wir sie wie HIRSCHFELD (1976) als Familien Cyclothuridae (= Cyclopedidae) und Myrmecophagidae trennen (die Abgrenzung in Form ranghöherer Taxa ist

durchaus auch zu erwägen). *Eurotamandua* belegt die Familie Myrmecophagidae mit ihren entscheidenden, bereits voll ausdifferenzierten Autapomorphien.

Klassifikation der *Vermilingua*

Die Validität der neogenen südamerikanischen Gattungen ist zum Teil fraglich. HIRSCHFELD (1976) bewertet *Promyrmephagus* als ein Synonym von *Protamandua* und *Nunezia* als Synonym von *Myrmecophaga*. Die neogenen Gattungen und Arten sind nur schwer miteinander vergleichbar, da sie in der Regel nach unterschiedlichen Skelettelementen beschrieben wurden (vgl. HIRSCHFELD 1976; STORCH 1981).

Ordnung Xenarthra Cope, 1889

Unterordnung Vermilingua Illiger, 1811

Familie Myrmecophagidae Gray, 1825

Myrmecophaga Linnaeus, 1758. Rezent, Pleistozän; Süd- und Mittelamerika
(= *Nunezia* Kraglievich, 1934. Pliozän; Argentinien)

Tamandua Gray, 1825. Rezent, Pleistozän; Süd- und Mittelamerika

Protamandua Ameghino, 1904. Miozän; Argentinien (= *Promyrmephagus*
Ameghino, 1904. Miozän; Argentinien)

Neotamandua Rovereto, 1914. Pliozän, Miozän; Argentinien, Kolumbien

Eurotamandua Storch, 1981. Eozän; Deutschland

Familie Cyclothuridae Gill, 1872 (ex Cyclothurinae Gill, 1872; Cyclopedidae
Hirschfeld, 1976, emend. STORCH 1981)

Cyclopes Gray, 1821 (= *Cyclothurus* Lesson, 1842, ex Gray, 1825). Rezent; Süd-
und Mittelamerika

Palaeomyrmidon Rovereto, 1914. Pliozän; Argentinien

Danksagungen

Wir danken vielmals Herrn Dr. G. JORES, Darmstadt, für die neuerliche Ausleihe des Typus-Skeletts von *Eurotamandua*, Frau A. HELFRICHT, Forschungsinstitut Senckenberg, für die zeichnerische Ausführung von Abb. 1–2 und Frau Dipl.-Biol. R. RABENSTEIN, Forschungsinstitut Senckenberg, für Hilfe beim Röntgen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir aufrichtig für Sachbeihilfen (Az Sto 104/7–1, 2).

Zusammenfassung

Radiologische Untersuchungen des Typus-Skeletts von *Eurotamandua joresi* aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel, Hessen, Deutschland, erbrachten den Nachweis von zwei auffälligen Schädelmerkmalen: 1. Die Pterygoidea sind wie bei heutigen Ameisenbären enorm verlängert und bilden horizontale Gaumenplatten aus; hierdurch sind die Choanen weit in den occipitalen Bereich zurückversetzt (= Autapomorphie der Unterordnung Vermilingua). 2. Wie bei den heutigen Gattungen *Tamandua* und *Myrmecophaga* ist eine akzessorische *Bulla tympanica*, die vor dem Cavum tympani liegt, ausgebildet (= Autapomorphie der Familie Myrmecophagidae). Beides wird im Kontext der Myrmecophagie gesehen: Der verlängerte knöcherne Gaumen unterstützt den Nahrungstransport zum Schlund und ist Trennwand gegenüber der Nasenhöhle; die hypotympanale Nebenhöhle ist eine akustische Anpassung an die Perkussion harter Insektenbauten und wirkt möglicherweise als Helmholtz-Resonator. Es werden die Osteologie von Gehör- und Pterygo-Alisphenoidregion rezenter *Vermilingua* beschrieben, Unterschiede zwischen *Eurotamandua* und *Manis* (Pholidota) angeführt und eine Klassifikation der *Vermilingua* vorgeschlagen. Ameisenbären müssen bereits tief in der Kreidezeit von einer gemeinsamen Xenarthra-Wurzel abgezweigt sein, und auch die basale Dichotomie innerhalb der *Vermilingua* in Myrmecophagidae und Cyclothuridae ist noch in der Kreidezeit anzusetzen.

Literatur

BUGGE, J. (1979): Cephalic arterial pattern in New World edentates and Old World pangolins with special reference to their phylogenetic relationships and taxonomy. *Acta anat.* 105, 37–46.

- CIFELLI, R. L. (1983): Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *Amer. Mus. Novitates* 2761, 1–31.
- DENKER, A. (1905): Die Eustachische Röhre des Ameisenfressers. *Z. Morph. Anthropol.* 8, 1–10.
- EMRY, R. J. (1970): A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota. *Bull. amer. Mus. natur. Hist.* 142, 459–510.
- ENGLMANN, G. F. (1985): The phylogeny of the Xenarthra. In: *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilings.* Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, London: Smithsonian Inst. Press. pp. 51–64.
- ESCHWEILER, R. (1899): Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugethiere. *Arch. mikrosk. Anat. Entwicklungsgesch.* 53, 558–622.
- FLEISCHER, G. (1978): Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 55, 1–67.
- FLOWER, W. H. (1885): *An introduction to the osteology of the Mammalia.* 3. Ed. London: Macmillan and Co.
- GRASSÉ, P.-P. (1955): *Ordre des Édentés.* In: *Traité de Zoologie – Anatomie, Systématique, Biologie.* Ed. by P.-P. GRASSÉ. *Mammifères* 17, 1182–1266; Paris: Masson et Cie.
- GUTH, CH. (1961): *La région temporale des Édentés.* Le Puy (Haute-Loire): Imprimerie Jeanne d'Arc.
- HABERSETZER, J.; SCHAAL, S. (1990): Röntgenmethoden zur Untersuchung fossiler und rezenter Wirbeltiere. *Natur und Museum* 120, 254–266.
- HIRSCHFELD, S. E. (1976): A new fossil anteater (Edentata, Mammalia) from Colombia, S. A. and evolution of the Vermilingua. *J. Paleont.* 50, 419–432.
- HOFFSTETTER, R. (1954): Phylogénie des Édentés xénarthres. *Bull. Mus. nat. Hist. natur., 2e Sér.* 26, 433–438.
- (1982): Les édentés xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropical (origine, affinités, radiation adaptive, migrations et extinctions). In: *Proc. First Internat. Meet. „Palaeontology, Essential of Historical Geology“*, Venice. Ed. by E. M. GALLITELLI. Modena: S. T. E. M. Mucchi. pp. 385–443.
- HYRTL, J. (1845): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prag: Verlag Friedrich Ehrlich.
- JOLLIE, M. (1968): The head skeleton of a new-born *Manis javanica* with comments on the ontogeny and phylogeny of the mammal head skeleton. *Acta Zool.* 49, 227–305.
- KAMPEN, P. N. VAN (1905): Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Gegenbaurs Morph. Jb.* 34, 321–722.
- KRIEG, H.; RAHM, U. (1961): Das Verhalten der Xenarthren (Xenarthra) (Ameisenbären, Faultiere und Gürteltiere) und das Verhalten der Schuppentiere (Pholidota). *Handb. Zool.* 8, 27 Lfg., Teil 10 (12), 1–48.
- KÜHLHORN, F. (1939): Beziehungen zwischen Ernährungsweise und Bau des Kauapparates bei einigen Gürteltier- und Ameisenbärenarten. *Morph. Jb.* 84, 55–85.
- MAIER, W. (1990): Phylogeny and ontogeny of mammalian middle ear structure. *Netherl. J. Zool.* 40, 55–74.
- McKENNA, M. C. (1987): Molecular and morphological analysis of high-level mammalian interrelationships. In: *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* Ed. by C. PATTERSON. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 55–93.
- MONTGOMERY, G. G. (1985): Movements, foraging and food habits of the four extant species of neotropical vermilings (Mammalia; Myrmecophagidae). In: *The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilings.* Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, London: Smithsonian Inst. Press. pp. 365–377.
- MOORE, W. J. (1981): *The mammalian skull. (Biological structure and function, 8.)* Cambridge: Cambridge University Press.
- NOVACEK, M. J. (1977): Aspects of the problem of variation, origin and evolution of the eutherian auditory bulla. *Mammal Rev.* 7, 131–149.
- (1982): Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian phylogeny. In: *Macromolecular sequences in systematic and evolutionary biology.* Ed. by M. GOODMAN. New York: Plenum Publ. pp. 3–41.
- (1990): Morphology, paleontology, and the higher clades of mammals. In: *Current mammalogy.* Ed. by H. H. GENOWAYS. New York: Plenum Press. Vol. 2, 507–543.
- NOVACEK, M. J.; WYSS, A. R. (1986): Higher-level relationships of the recent Eutherian orders: Morphological evidence. *Cladistics* 2, 257–287.
- PARKER, W. K. (1886): On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part II. Edentata. *Phil. Transact. Royal Soc. London* 176, 1–119.
- REDFORD, K. H. (1987): Ants and termites as food. Patterns of mammalian myrmecophagy. In: *Current mammalogy.* Ed. by H. H. GENOWAYS. New York: Plenum Press. Vol. 1, 349–399.
- REINBACH, W. (1952): Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasypris novemcinctus* LINNÉ (*Tatusia novemcincta* LESSON). II. *Z. Morph. Anthropol.* 45, 1–72.

- ROSE, K. D. (1984): Evolution and radiation of mammals in the Eocene, and the diversification of modern orders. In: Mammals. Notes for a short course. Ed. by P. D. GINGERICH and C. E. BADGLEY. Stud. Geol. Univ. Tennessee Dept. Geol. Sci. 8, 111–127.
- ROSE, K. D.; EMBRY, R. J. (1983): Extraordinary fossorial adaptations in the Oligocene palaeoanodonts *Epoicotberium* and *Xenocranium* (Mammalia). J. Morph. 175, 33–56.
- SARICH, V. M. (1985): Xenarthran systematics: Albumin immunological evidence. In: The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, London: Smithsonian Inst. Press. pp. 77–81.
- STADTMÜLLER, F. (1936): Kraniaum und Visceralskelett der Säugetiere. In: Handb. vergl. Anat. Wirbeltiere. Ed. by L. BOLK; E. GÖPPERT; E. KALLIUS and W. LUBOSCH. Band 4, 839–1016; Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg.
- SIMPSON, G. G. (1931): *Metacheiromys* and the Edentata. Bull. Amer. Mus. natur. Hist. 59, 295–381.
- STARCK, D. (1941): Zur Morphologie des Primordiakraniums von *Manis javanica* Desm. Jb. Morph. mikrosk. Anat., 1. Abt. (Gegenbaurs Morph. Jb.) 86, 1–122.
- (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Bd. 2. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- STORCH, G. (1981): *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der „Grube Messel“ bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). Senckenbergiana lethaea 61, 247–289.
- (1986): Die Säuger von Messel: Wurzeln auf vielen Kontinenten. Spektrum Wiss. 1986, H. 6, 48–65.
- (1990): The Eocene mammalian fauna from Messel – palaeogeographical jigsaw puzzle. In: Vertebrates in the Tropics. Ed. by G. PETERS and R. HUTTERER. Proc. Internat. Symp. Vert. Biogeogr. Syst. Tropics Bonn, 23–32.
- STORCH, G.; HAUBOLD, H. (1989): Additions to the Geiseltal mammalian faunas, middle Eocene: Didelphidae, Nyctitheriidae, Myrmecophagidae. Palaeovertebrata 19, 95–114.
- TAYLOR, B. K. (1985): Functional anatomy of the forelimb in vermilinguas (anteaters). In: The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Ed. by G. G. MONTGOMERY. Washington, London: Smithsonian Inst. Press. pp. 163–171.
- THENIUS, E. (1988): Nebengelenktiere. Stammesgeschichte. In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere. Ed. by B. GRZIMEK. Bd. 2. München: Kindler-Verlag.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere – Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. 2. Aufl., Bd. 2. Jena: Gustav Fischer.
- WEBSTER, D. B. (1966): Ear structure and function in modern mammals. Amer. Zoologist 6, 451–466.
- ZUCKERKANDL, E. (1904): Über die Ohrtrompete des Ameisenfressers. Monatsschr. Ohrenheilkde. Kehlkopf-, Nasen-, Rachen-Krankheiten, N. F. 38, 1–7.

Anschrift der Verfasser: Dr. GERHARD STORCH und Dr. JÖRG HABERSETZER, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, W-6000 Frankfurt am Main, FRG